动 物 学 研 究 2006, Dec. 27 (6): 657－665 CN 53－1040/Q ISSN 0254－5853
Zoological Research

食肉目哺乳动物的系统发育学研究概述

于 黎[1,2]，张亚平[2,*]
（1. 云南大学 生物资源保护与利用重点实验室，云南 昆明 650091；
2. 中国科学院昆明动物研究所 细胞与分子进化重点实验室，云南 昆明 650023）

摘要：追溯生物界不同生物类型的起源及进化关系，即重建生物类群的系统发育树是进化生物学领域中一个十分重要的内容。食肉目哺乳动物位于食物链顶端，很多成员不仅在我国野生动物保护工作中占有重要地位，而且还是研究动物适应性进化遗传机制的重要模式生物。因而，食肉目物种作为物种资源中的一个重要类群，其系统发育学一直是国内外研究的热门课题。构建可靠的食肉目分子系统树，无疑将具有重要的进化理论意义和保护生物学价值。鉴于目前食肉目各科间系统发育关系仍然处于“广泛争论”的状态，本文将针对食肉目科水平上的系统发育学研究进展，包括来自于形态学特征、细胞学及分子生物学方面的证据，做简要概述，并提出目前研究中存在的问题。这对今后食肉目系统发育方面的进一步研究工作具有指导意义，并为以该类群作为模式生物开展适应性进化研究奠定基础。

关键词：食肉目；犬型超科；猫型超科；系统发育树；线粒体 DNA；核基因
中图分类号：Q959.838.09；Q951.3 **文献标识码**：A **文章编号**：0254－5853（2006）06－0657－09

Summary of Phylogeny in Mammalian Order Carnivora

YU Li[1,2], ZHANG Ya-ping[2,*]
(1. *Laboratory of Conservation and Utilization of Bio-resource, Yunnan University, Kunming* 650091, *China*; 2. *Laboratory of Molecular Evolution and Genome Diversity, Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Kunming* 650023, *China*)

Abstract: Tracing evolutionary relationships among organisms and re-constructing species phylogenetic trees is vital in evolutionary biology. Species in the mammalian order of Carnivora rank top in the animal food chain. Most carnivores have received great interest in the conservation of wild animals and are also crucial model animals for the study of the molecular mechanisms of adaptive evolution. As an order bearing important evolutionarily significance and conservation value, the phylogeny of Carnivora has received special attention. In this article, we reviewed higher-level (interfamilial) phylogeny of carnivores based on previous cytological, morphological and molecular evidence and indicated the existing phylogenetic problems. This review is expected to guide future research of carnivore phylogeny, and also provide theoretical evidence for the use of this order as a model in the study of adaptive evolution.

Key words: Carnivora; Caniformia; Feliformia; Phylogenetic tree; Mitochondrial DNA; Nuclear genes

哺乳动物是动物进化史上最被广泛深入研究过的一个重要类群，其中以食肉为主的动物类群——食肉目（Carnivora）是哺乳动物的第四大目，包含的物种种类繁多，有虎、豹、马来熊等野生种类和家养的猫、狗，以及许多珍稀物种，著名的毛皮兽、药用兽和展览动物。食肉目最主要特征是具有发达的用于刺戳捕食对象的犬齿以及由上颌最后一枚前臼齿和下颌的第一枚臼齿组成的一对具切割作用的裂齿（Flynn & Galiano，1982）。一方面，除南极和一些岛屿外，食肉目物种遍布全世界，其中许多种类为中国特有或主要分布于中国，在我国经济、文化和野生动物保护工作中占有重要地位。最有影响的是素有“活化石“之称的珍稀动物大熊猫，目前只孤立分布在四川、甘肃和陕西省的六个

* 收稿日期：2006－06－09；接受日期：2006－07－16
基金项目：云南省科技厅和国家自然科学基金资助项目
* 通讯作者（Corresponding author），E-mail：zhangyp@mail.kiz.ac.cn
第一作者简介：于黎（1976－），女，研究员，研究方向为动物系统发育与分子进化。E-mail：yuli-1220@163.com

山系，其生存和保护现状，为世人所关注（Hu，1990）；另一方面，食肉目物种在长期的进化过程中表现出独特的适应性分化，包括食性（如食肉的鼬类、杂食的豺和熊类以及专食植物性食物的大熊猫、小熊猫）和生存环境（如半水栖生活的北极熊和水貂以及完全适应于水生生活的水獭和鳍脚类）等方面：因此，食肉目类群无疑成为研究动物适应性进化遗传机制的首选模式生物；同时，这必须以它们清楚的系统发育地位为基础。然而，迄今为止，围绕食肉目物种的系统发育关系仍然存在很大争议，未能达成一致的看法。

食肉目动物包括陆生和海生哺乳动物，由 11 科 280 物种组成（Nowak，1999），可归为犬型超科（熊科、犬科、浣熊科、鼬科、海狮科、海豹科和海象科）和猫型超科（灵猫科、猫科、鬣狗科和獴科）（Eisenberg，1989；Wozencraft，1989；Wyss & Flynn，1993）。犬型超科中，由于犬科和其他类群之间的关系较远，也将除犬科以外的其他类群称为熊超科（Arctoidea）（Wyss & Flynn，1993）。海狮科、海豹科和海象科是适应于海洋生活的食肉目哺乳动物，四足特化成鳍状肢，统归为鳍脚类。最初的研究通常因为鳍脚类特殊的生存环境以及极为特化的行为、生态和进化等特征将其升级为单独的鳍脚目，与食肉目并列或者根据形态把它们和陆生食肉动物分列为食肉目的两个亚目：鳍脚亚目和裂脚亚目（Simpson，1945；Nowak & Paradiso，1983）。现在越来越多的研究表明，鳍脚类是陆生食肉动物中进入海洋的一个特殊分支，属于熊超科。

追溯生物界不同生物类型的起源及进化关系，即重建生物类群的系统发育树是进化生物学领域中一个十分重要的内容，并日益受到广泛的关注。美国和一些欧洲国家已率先启动了类似人类基因组计划的“生命之树”计划，将对生物学研究的发展产生深远影响。食肉目哺乳动物作为物种资源中的一个重要类群，其系统发育学一直是国内外研究的热门课题。构建出可靠的食肉目分子系统树，无疑具有重要的进化理论意义和保护生物学价值。鉴于目前食肉目各科间系统发育关系仍然处于“广泛争论”的状态，我们仅将针对食肉目科水平上的系统发育学研究进展，包括来自于形态学特征、细胞学及分子生物学方面的证据，作简要概述，并提出目前存在的问题。这对今后食肉目系统发育方面的进一步研究工作具有指导意义，并能为以该类群作为模式生物开展适应性进化的研究奠定基础。

1 细胞学证据

始于 20 世纪 60 年代的食肉目物种核型研究表明，食肉目各科之间存在相对保守的染色体组型（Wurster-Hill & Gray，1975；Wurster-Hill & Centerwall，1982）。尽管各科内的某些物种在染色体数量上可能差别很大，但是多数的食肉目各科都有一个或多个物种在染色体数量、形态和带型方面与食肉目祖先核型（CAR）相似（Nash & O'Brien，1987），其中猫科的核型最保守，与 CAR 最相似（Nash & O'Brien，1982；Dutrillaux & Couturier，1983）。而犬科和熊科的染色体最不保守，与 CAR 区域相对应的染色体片段最少，明显发生了大量 CAR 重排，尤其是犬科的核型，是迄今为止已研究哺乳动物中发生染色体重排程度最大的核型之一（Wayne et al，1987a，b；Nash et al，1998；Yang et al，2000；Nash et al，2001）。

迄今为止，从细胞遗传学水平上系统地对食肉目所有科进行系统发育关系推断还停留在早期 Wurster & Benirschke（1968）的核型研究。他们的结果虽然没有把食肉目分成犬型和猫型两大超科，但是研究表明：鬣狗科与灵猫科聚成姐妹群；犬科和熊科首先汇聚，然后与浣熊科聚合；鼬科是单系群；鳍脚类的发生是单起源，即海狮科、海象科和海豹科来自于同一祖先，且它们与犬科、熊科和浣熊科的亲缘关系较与其他科的更近；鳍脚类中，海象科与海豹科是姐妹群。Arnason（1977）随后的核型研究也支持鳍脚类的“单起源假说”，但是认为鳍脚类与浣熊科关系最近，海象科与海狮科是姐妹群。

大熊猫和小熊猫在食肉目中的进化地位是棘手的难题。最初的核型研究（Newnhan & Davidson，1966；Wurster-Hill & Bush，1980），是强调大熊猫和熊科物种之间在核型方面存在的差异，因为大熊猫具有 2n = 42 条等臂染色体，而大多数熊科物种有 2n = 74 条近端着丝粒染色体。Wurster-Hill & Bush（1980）通过比较大熊猫和熊科的 G 带核型，发现它们之间只有 3 条同源染色体，支持大熊猫单独列为一科；而后来进一步高分辨率的核型分析，发现大熊猫的核型，其实是由一系列熊科原始核型中的染色体的中心粒融合而成，从而，提出大熊猫与熊科物种有紧密的亲缘关系（O'Brien et al，1985；Nash

& O'Brien, 1987; Nash et al, 1998; Tian et al, 2004)。相比之下，大熊猫与小熊猫的核型差异很大，小熊猫与浣熊科物种之间显示有很多同源染色体（O'Brien et al，1985）。因此，自 20 世纪以来，几乎所有的分类学家和哺乳类学家都认为核型证据支持小熊猫属于浣熊科，大熊猫与熊科的关系最近。

2　形态学证据

食肉目的现代分类研究始于两位英国解剖学家 Turner（1848）和 Flower（1869）的工作，他们首次使用与食性无关的因素，根据基底颅骨区域的形态特征对食肉目进行科水平的分类研究，成为食肉目系统学研究的一个重要转折点。此后，Hunt（1974，1987）基于食肉目物种的听泡类型对食肉目的进化历史也进行了评估。他将食肉目分成犬型和猫型超科。犬型超科包括两大类群，熊科（包括大熊猫）、小熊猫、海狮科和海象科聚为一类；其他食肉科聚为一类。在后者的类群中，鼬科的臭鼬亚科和水獭亚科没有与鼬科其他物种聚在一起，因而不支持鼬科是单系群；猫型超科中，猫科与灵猫科关系最近，獴科和鬣狗科形成姐妹群。而灵猫科中的非洲棕榈猫位于猫型超科进化的最基部，提示灵猫科可能是一个并系群。因此，与核型证据不同，Hunt 支持鳍脚类的"双起源假说"，即海狮科和海象科与熊科来自一个共同祖先，海豹科与鼬科来自于同一祖先。

尽管从 1974 年到 1988 年有大量关于食肉目形态学的研究报道，但是数据十分零散而且在很多方面都没有取得一致的看法。鉴于此，Flynn et al（1988）和 Wozencraft（1989）将所有使用过的形态学性状加以整理并结合起来进行聚类分析。由于选择的形态学性状以及编码方式的不同，他们得到了不同的食肉目系统树。Flynn et al（1988）根据基底颅骨的解剖特征将食肉目分成犬型和猫型超科，犬型超科由犬科和熊超科组成，熊超科包括 3 个主要进化枝：熊科、单源的鳍脚类以及 *Musteloidea sensu stricto*（浣熊科和鼬科，不包括臭鼬亚科）；大熊猫与熊科有紧密的亲缘关系，小熊猫属于浣熊科还是熊科则无法确定；猫型超科的 4 个科形成多歧式分枝关系。Wozencraft（1989）结合有关颅骨、牙齿、颅后骨和软骨等 100 个形态学特征进行分析，认为食肉目中的犬型超科由 Ursoidea 和 Canoidea 组成，前者包括熊科、海狮科和海象科，后者包括犬科、浣熊科、鼬科和海豹科，因而支持鳍脚类的"双起源"观点；鼬科是单系群；大熊猫和小熊猫与熊科关系最近；猫型超科中，猫科和鬣狗科的关系最近，灵猫科是它们的姐妹群，獴科最先分歧。

此后，Wyss & Flynn（1993）对 Wozencraft（1989）的形态学性状重新分析并加以修改，提高性状的质量，最终基于 64 个性状构建了食肉目各科之间的系统发育关系（图 1）：犬型超科中，犬科是熊超科的姐妹群；鼬科在熊超科中位于最基部，而且形成单系群；单起源发生的鳍脚类与熊科（包括大熊猫）的关系最近，小熊猫是它们的姐妹群，而浣熊科是鳍脚类、熊科和小熊猫的姐妹群；鳍脚类中，海象科与海豹科的关系更近；猫型超科中，猫科与鬣狗科的关系最近。由于自 Wyss & Flynn（1993）的研究发表以后到现在，基于新的形态学数据对食肉目所有科之间的系统发育关系的研究几乎没有再报道过，只有十分零散的关于个别样品数据的分析，因此，Wyss & Flynn（1993）代表了迄今为止食肉目科水平系统发育关系方面最全面的形态学研究。

总的来看，迄今为止，已有的形态学证据在一些方面基本上取得了一致的结论，例如：食肉目分成两大单源超科：犬型超科和猫型超科。鳍脚类属于犬型超科；犬型超科中，犬科和熊超科是姐妹群；大熊猫属于熊科；鼬科是单系群等。尽管上述工作对研究食肉目的进化历史方面有一定的价值，但是围绕食肉目各科之间的系统与演化，仅基

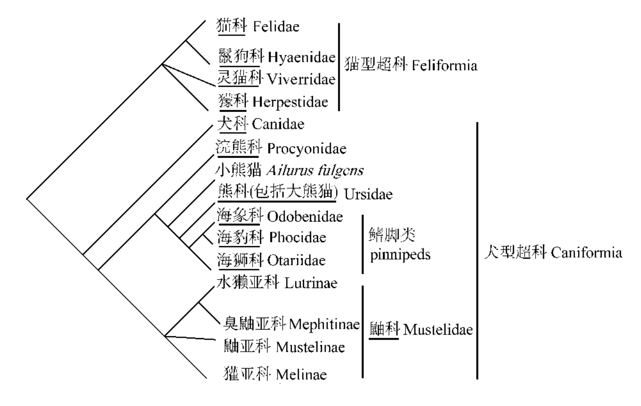


图 1　基于 64 个形态学性状构建的食肉目科水平系统发育树（Wyss & Flynn，1993）

Fig. 1　Interfamilial relationships in Carnivora based on 64 morphological characters (Wyss & Flynn, 1993)

于形态学证据仍遗留许多有争议的问题（Flynn，1996），包括：（1）犬型超科中，熊超科内部各科之间的关系；（2）小熊猫在熊超科中的具体位置；（3）鳍脚类的发生究竟是单起源还是双起源的；鳍脚类中，海象科究竟与海狮科还是与海豹科的关系更近；（4）猫型超科中4个科之间的关系以及其中的灵猫科是否是单系群等。分子数据的分析将为这些争论的解决带来希望。

3 分子生物学证据

自20世纪80年代后期，分子生物学技术在生物学各个领域中的迅猛发展，分子数据便广泛应用于系统发育研究中并发挥着重要作用。对食肉目物种的研究也逐渐由传统手段深入到分子水平的综合研究，以探讨各分类阶元的系统发育关系，尤其是DNA序列资料的积累。DNA序列因其有规律的进化演变过程以及包含极为丰富的系统发育信息等优点，成为目前最有效和最热门地解决有机体系统发育关系的一种遗传标记。特别是近年来，分子和形态学数据的综合分析正被用来澄清食肉目系统树中多处只基于经典途径（如形态学）无法解决的问题。

3.1 DNA杂交、同工酶和免疫遗传学证据

Wayne et al（1989）第一次系统地应用DNA杂交技术研究了食肉目各科之间的系统发育关系，其结果表明：犬型超科中，犬科最先分歧出来，然后是鼬科中的臭鼬亚科，提示鼬科可能不是单系群；最后是由浣熊科、熊科、鳍脚类以及鼬科其他亚科组成的进化枝，进化枝内部形成多歧式分枝关系；大熊猫与熊科物种的关系最近，小熊猫是浣熊科的成员；猫型超科中，灵猫科和獴科是姐妹群（图2）。

此后，来自于Arnason & Widegren（1986）和Arnason & Ledje（1993）的LINE-1 DNA杂交以及Sarich（1969a，b）的白蛋白免疫距离等分子方面的结果也赞同鳍脚类的发生是“单起源”，而且进一步提出与鳍脚类关系最近的陆生食肉类是鼬科物种（不包括臭鼬亚科），浣熊科是它们的姐妹群。O'Brien et al（1985）结合DNA杂交，同工酶和血清蛋白免疫学多种分子生物学手段对两个熊猫的系统学位置进行了探讨，得到的结果与Wayne et al（1989）的杂交和Goldman et al（1989）的同工酶结果相同，支持大熊猫与熊科的关系最近，小熊猫属于浣熊科。

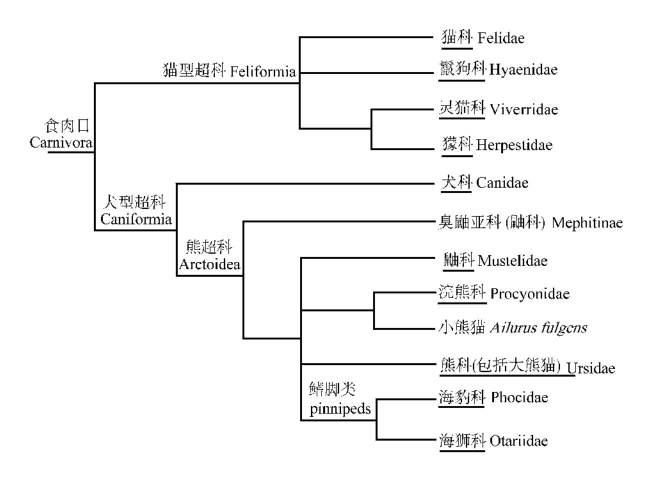


图2 基于DNA杂交构建的食肉目科水平系统发育树（Wayne et al，1989）

Fig. 2 Interfamilial relationships in Carnivora based on DNA hybridization data（Wayne et al，1989）

3.2 DNA序列证据和多组数据的综合分析

在过去的几年中，大量的分子生物学技术已经应用到食肉目物种系统发育关系的研究中，尤其是线粒体（mitochondrial；mt）DNA序列，由于该mtDNA具有母系遗传，缺乏重组，进化速率快和较小的有效群体等优势，使得它成为研究动物系统发育关系的首选标记。与传统的研究方法和早期的分子生物学技术相比，mtDNA分析提供了更多关于食肉目物种进化历史方面的信息。然而，由于各个学者选择不同的基因片段和分析方法，得到的结论也不尽相同（表1）。从表1中我们可以看出争论的焦点主要集中在犬型超科中，鳍脚类和熊科与其他科之间的关系、鼬科的起源问题（单起源或多起源）以及小熊猫的系统发育学位置。

虽然线粒体中不同的编码蛋白基因、核糖体RNA和转运RNA在食肉目系统发育学中被广泛应用并且在很大程度上扩充了我们对食肉目物种进化历史的了解，但是，这些不同的基因片段都来自于线粒体基因组，由一个连锁单位遗传，因此，构建的线粒体基因树并不是互相独立的物种树重建（Moore，1995；Page，2000）。在这种情况下，就必须采用基于多个独立进化（不连锁）的基因组信息，即挖掘具有不同遗传特征的分子标记，如核基因序列，来验证线粒体研究结果或填补空白。但迄今为止，核基因标记在食肉目类群系统发育学研究中的应用还远远不及线粒体基因。

Flynn & Nedbal（1998）首次使用来自于核基

表 1　基于线粒体基因以及多种数据结合进行的食肉目科水平系统发育关系研究

Tab. 1　Phylogenetic studies of higher-level relationships in order Carnivora based on mt genes and combination of multiple data

作者 Authors	基因片段 Target genes used	食肉目物种 Species in Carnivora included	探讨的主要系统发育关系 Phylogenetic relationships explored	结果 Results
Zhang & Ryder (1993)	线粒体 cyt *b*，12*S* rRNA，$tRNA^{Pro}$，$tRNA^{Thr}$部分序列	熊科、浣熊科、大熊猫以及小熊猫	大熊猫、小熊猫的位置	大熊猫与熊科的关系最近，小熊猫自成一科。
Vrana et al (1994)	线粒体 cyt *b*，12*S* rRNA 部分序列和 Wyss & Flynn(1993)形态数据	犬型超科所有科以及猫型超科两科代表物种	小熊猫的位置和鳍脚类起源	犬科位于系统树最基部；单源的鳍脚类与熊科(包括大熊猫)是姐妹群，小熊猫是它们的姐妹群；浣熊科是鳍脚类、熊科和小熊猫的姐妹群
Lento et al(1995)	线粒体 cyt *b*，12*S* rRNA 部分序列	犬型超科所有科代表物种	鳍脚类起源以及其中 3 个科之间的进化关系	鳍脚类是单起源发生，海象科与海豹科有较近的亲缘关系
Arnason et al(1995)	线粒体 cyt *b* 全序列	鳍脚类、熊科和猫科代表物种	鳍脚类起源以及其中 3 个科之间的进化关系	鳍脚类是单起源发生海象科与海狮科有更近的亲缘关系。
Pecon-Slattery & O'Brien(1995)	线粒体 12*S* rRNA 部分序列和 592 个成纤维细胞蛋白二维电泳数据	浣熊科、熊科、大熊猫、小熊猫、犬科以及猫型超科三科代表物种	小熊猫的位置	小熊猫属于浣熊科，且分歧最早
Ledje & Arnason (1996a,b)	线粒体 cyt *b* 和 12*S* rRNA 全序列	犬型超科所有科以及猫型超科两科代表物种	犬型超科各科之间的进化关系和大熊猫、小熊猫的位置	犬型超科分成 Musteloidea(浣熊科、鼬科和臭鼬亚科)犬科、小熊猫科、熊科(包括大熊猫)和单源的鳍脚类；鼬科可能是并系群，臭鼬亚科应该提升为臭鼬科
Dragoo & Honeycutt (1997)	线粒体 12*S*，16*S* rRNA，cyt *b* 部分序列和 Wyss & Flynn (1993)形态数据	犬型超科所有科以及猫型超科两科代表物种	犬型超科各科之间的进化关系以及臭鼬和两个熊猫的位置	犬科和熊科位于犬型超科基部；单源的鳍脚类是 Musteloidea 的姐妹群；海象科与海狮科之间有较近的关系；臭鼬亚科应该提升为臭鼬科。小熊猫属于浣熊科

表 2　基于核基因以及多种数据结合进行的食肉目科水平系统发育关系研究

Tab. 2　Phylogenetic studies of higher-level relationships in order Carnivora based on nuclear genes and combination of multiple data

作者 Authors	基因片段 Target genes used	食肉目物种 Species in Carnivora included	探讨的主要系统发育关系 Phylogenetic relationships explored	主要结论 Results
Flynn & Nedbal(1998)	核基因 TTR、线粒体 cyt *b* 全序列、12*S* rRNA 部分序列和 Wyss & Flynn (1993)形态数据	食肉目所有科代表物种	食肉目科间系统发育关系	详见文中
Flynn et al(2000)	核基因 TTR、线粒体 cyt *b* 全序列、12*S* 和 16*S* rRNA 部分序列	犬型超科所有科以及猫型超科两科代表物种	小熊猫的进化位置	详见文中
Sato et al(2004)	核基因 RAG1 和 IRBP	犬型超科中熊科、浣熊科和鼬科代表物种	臭鼬亚科的进化位置	详见文中
Yu et al (2004)	核基因 TTR 和 IRBP	除海象科以外的食肉目所有科代表物种	食肉目科间系统发育关系	详见文中
Flynn et al(2005)	核基因 TTR、TBG、IRBP 和线粒体 ND2、CYTB、12*S* rRNA 序列	食肉目所有科代表物种	食肉目科间系统发育关系	详见文中
Yu & Zhang(2006)	核基因 FGB 第四和第七内含子、IRBP、TTR 和线粒体 ND2 全序列	除海象科以外的食肉目犬型超科所有科代表物种	食肉目犬形超科科间系统发育关系	详见文中

因组的甲状腺素转运蛋白基因（TTR）第一内含子序列研究食肉目各科间的系统发育关系。系统重建分析（图3）支持犬型超科中，犬科最先分歧，然后是熊科（包括大熊猫）；单源的鳍脚类中，海象科和海狮科形成姐妹群；小熊猫与 *Musteloidea sensu stricto* 的关系最近，鳍脚类是它们的姐妹群；猫型超科中，灵猫科中的非洲狸猫位于最基部，灵猫科是一个并系群；鬣狗科和獴科的关系最近，灵猫科和猫科依次是它们的姐妹群；但是，系统树上的很多分枝支持率很低，一些科间的进化关系仍然无法得到肯定的结论，例如：小熊猫、浣熊科和鼬科三者之间的关系；鳍脚类，熊科和 *Musteloidea sensu stricto*（包括小熊猫）之间的关系以及灵猫科和猫科的位置等。除了核基因的单独分析以外，Flynn & Nedbal（1998）还结合以前报道过的线粒体细胞色素 b（cyt *b*）基因全序列，12*S* rRNA 的部分序列以及 Wyss & Flynn（1993）的形态学数据进行结合分析，支持浣熊科和鼬科具有更近的关系，小熊猫是它们的姐妹群。他们的研究首次从核基因的角度对食肉目科水平系统发育关系进行探讨并与以前的线粒体基因数据结合和印证，虽然有一些分枝还没有得到完全解决，但是它使学者们在以后的研究中不再仅仅关注于线粒体基因性状，开始寻找不同遗传连锁单位的核基因数据对食肉目系统发育关系进行验证和补充。此后，Flynn et al（2000）使用相同的核基因片段，结合3个线粒体基因（cyt *b* 全序列、12*S*和16*S* rRNA部分序列），增加犬型超科物种，着重探讨了小熊猫的系统学位置。有趣的是，小熊猫与新增加的臭鼬亚科和 *Musteloidea sensu stricto* 聚在一起，因此，小熊猫的位置由于臭鼬亚科的加入而变得更加扑朔迷离。同时，臭鼬亚科到底具有怎样的系统发育位置开始引起学者们的关注。Sato et al（2004）通过测定重组激活基因1（RAG1）和光间受体视黄类物质结合蛋白基因（IRBP）的部分编码核苷酸序列，对犬型超科中熊科、浣熊科和鼬科物种进行系统重建分析，支持臭鼬亚科是浣熊科和鼬科其他物种的姐妹群，鼬科可能是一个并系群。因此，鼬科是否是一个单系群在形态学和分子证据之间存在着明显的冲突，还需要在以后的研究中使用更多的数据加以验证。

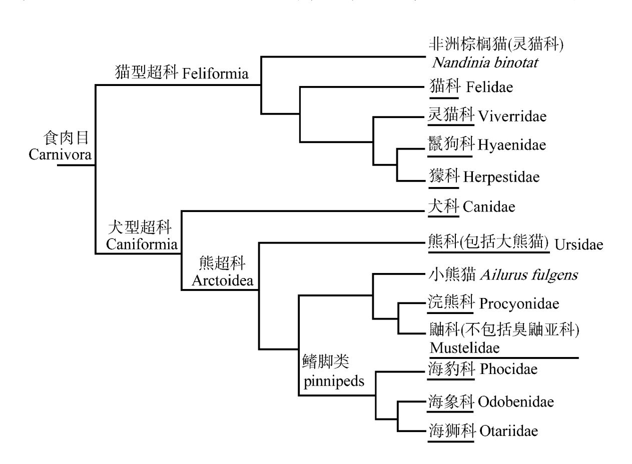


图3 基于核基因 TTR 第一内含子全序列构建的食肉目科水平系统发育树（Flynn & Nedbal，1998）

Fig. 3 Interfamilial relationships in Carnivora based on complete sequences of nuclear TTR gene intron 1（Flynn & Nedbal，1998）

随着核基因可能蕴藏着的巨大潜能逐渐被国际研究小组所关注，使用核基因（或同时结合线粒体基因）进行系统发育树重建已经开始增强我们对物种之间系统发育关系的认识。尤其是最近的研究中，越来越多的核基因序列片段，包括光间受体视黄类物质结合蛋白基因（IRBP）的第一外显子（Yu et al，2004）、β-纤维蛋白原基因第四和第七内含子（Yu & Zhang 2006）、甲状腺素结合球蛋白基因（TBG；Flynn et al，2005）等也都被用来探讨食肉目类群科水平上的进化关系。这些研究在很大程度上促进了食肉目高阶元系统发育关系的解决，尤其是 Flynn et al（2005）和 Yu & Zhang（2006）的研究。他们除了采用流行的多个线粒体基因外，还分别筛选了多个有效的核基因标记，通过多基因序列数据的整合分析，构建了食肉目科间系统发育树，得到的系统树拓扑结构与 Flynn & Nedbal（1998）基本一致，支持小熊猫与浣熊科、鼬科具有紧密的关系；鳍脚类和熊科（包括大熊猫）依次是它们最近的姐妹群，重要的是，大多数分枝的支持率都比较高。同时，也提出犬型超科中的鳍脚类、熊科和由浣熊科、鼬科、小熊猫组成的进化枝三者之间关系的解决将是以后食肉目科水平系统发育学研究中的趋势和重点。

4 存在的问题以及展望

综上所述，目前对于食肉目各科之间的系统发育关系在细胞学、形态学和分子生物学，尤其是DNA序列标记等方面都做了很多有建设性的探索工作，也取得了一定的共识。例如：食肉目分成犬型超科和猫型超科；犬型超科中，犬科最先分歧；浣

熊科和鼬科是姐妹群；臭鼬亚科与鼬科的关系较远；大熊猫属于熊科；鳍脚类是单起源发生并且归于熊超科中；猫型超科中，灵猫科不是一个单系群等；但是，由于不同学者在选材、研究方法、依据理论和研究目的等方面各不相同，其研究结果往往有差异，因而存在的有争议的问题还比较多，这主要表现在犬型超科中，与鳍脚类关系最近的陆生食肉类是哪一个？是浣熊科（核型证据；Arnason，1977）、熊科（形态学特征；Wyss & Flynn，1993）、鼬科（DNA 杂交；Arnason & Widegren，1986），还是由浣熊科、鼬科和小熊猫组成的进化枝（线粒体和核基因分析；Flynn & Nedbal，1998；Flynn et al，2000；Yu et al，2004；Flynn et al，2005；Yu & Zhang，2006）？另外，小熊猫在熊超科中的系统学位置是如何？是浣熊科的成员（核型，形态学和分子证据；O'Brien et al，1985；Wayne et al，1989；Pecon-Slattery & O'Brien 1995）、熊科（或加上鳍脚类）的姐妹群（形态学、免疫遗传学和 DNA 序列证据；Wozencraft，1989；Sarich，1973；Wyss & Flynn，1993；Vrana et al，1994），还是与浣熊科和鼬科形成的进化枝关系最近（DNA 序列；Flynn & Nedbal，1998；Flynn et al，2000；Yu et al，2004；Flynn et al，2005；Yu & Zhang，2006）？以及猫型超科中 4 个科之间的系统发育关系到底是什么？

总结目前诸多关于食肉目科水平的系统发育研究，发现尽管取得了大量可喜的进展，并将有希望揭示食肉目物种真实的进化历史，但是由于各种数据的分析都有其不足之处，如仅仅依据单方面数据、样品过少或不完整，以及多组数据结合时不适当的处理方法等，我们在解释系统发育结果时还需谨慎对待：（1）线粒体基因组由于自身的一系列优点使其成为研究哺乳动物系统与演化的首选标记，但是基于与线粒体基因不连锁的核基因座位以及 Y 染色体基因进行食肉目系统树重建的研究非常缺乏，这样很难评估由线粒体基因数据得到的分析结果。多个有效核基因遗传标记的应用不仅能为食肉目类群的全面系统学解释提供依据，而且还可以比较线粒体和核基因在进化特征上的异同点以及探讨它们在食肉目不同分类阶元的系统发育价值。因此，筛选适用于食肉目不同分类阶元系统发育研究的有效核遗传标记，并与以前的线粒体数据信息相互结合和印证，显得尤为重要，如我们首次将只在鸟类和爬行类系统发育关系研究中有所应用的 β－纤维蛋白原基因第四和第七内含子在食肉目类群中加以探索，并结合线粒体数据进行科水平系统发育关系研究（Yu & Zhang 2006），不仅从新的视角对该类群中争议不断的系统发育关系给予更深入的理解，而且通过探讨这些基因对于解决食肉目科水平系统发育关系的应用价值，对它们在其他生物类群中的应用也有一定的借鉴作用。（2）由于食肉目研究中所涉及到的物种范围很广，在很多分析中所包含物种的代表性也就不够。Flynn et al（2000）就以增加或去除鼬科，包含或不包含臭鼬亚科来探讨不同的分类群取样对小熊猫系统学位置的影响，作了尝试。他们发现鼬科，尤其是臭鼬亚科是否包括在系统发育分析中对小熊猫进化关系的推断尤为重要，也部分解释了为什么小熊猫的位置历来有颇多争议的原因。（3）很多“化石”分类群对于理解现代食肉目辐射进化方面占有非常重要的地位，不可忽视（Vrana et al，1994）。（4）目前的食肉目系统学在选择研究对象方面很不均衡，科下水平（种，属之间）的研究主要集中于犬科、猫科、鼬科、海豹科和熊科（Bininda-Emonds et al，1999），而科水平的研究在猫型超科 4 个科之间的系统发育关系方面也非常缺乏。这种不平衡的研究方向，显然，会造成在系统发育分析中由于很多物种没有一致的数据（即相同的基因序列或形态学特征）而使多组不同数据进行联合分析时产生的问题较严重，如在分析中就会出现大量的“缺失数据（missing data）”。已经有很多研究表明，大量的“缺失数据”会扰乱系统树的正确构建（Platnick et al，1991），尤其是对那些没有很近亲缘关系的分类群（单型种），如食肉目中的小熊猫（Dragoo & Honeycutt，1997）。因此，尽管越来越多的食肉目系统学研究正在使用尽可能多的不同来源数据进行综合分析，使分析结果有可能更接近于实际情况，但是在关于如何处理多组数据方面还存在这样或那样的问题，这在很大程度上加深了而不是减弱了食肉目系统发育关系中存在的争论。总而言之，以上存在问题在很大程度上限制了目前食肉目系统发育关系方面更多肯定性结论的获得。

鉴于可靠食肉目分子系统树的构建具有重要的进化理论意义和保护生物学价值，对其系统发育关系的研究仍然还会是一个热门话题，还会有更多的数据来进行进一步的推断和证实，也还会有更多的新的研究方法的产生和应用。近年来，在国际上倍受关注的“系统发育基因组学（phylogenomics）”，

即利用基因组潜在的大量信息，包括重复基因、大段DNA缺失/插入、基因重排以及DNA序列等进行系统发育分析，无疑提供了一种可能的解决问题的手段。系统发育基因组学是进化生物学领域中一门崭新的交叉学科，源于生命科学中"基因组学"和"系统发育学"两个主要领域的结合（Eisen & Hanawalt，1999），而且用于系统发育基因组学研究的一些重建方法和分析策略已经开始不断地呈现在我们面前，如用来评估直源基因可靠性的RIO方法（resampled inference of orthologs；Zmasek & Eddy，2002）、快速构建基因组树的SHOT方法（shared orthologue and gene-order tree；Korbel et al，2002）和筛选用于基因组系统发育分析的保守氨基酸座位或域的Phylomat方法（a protein motif analysis tool for phylogenomics；Graham et al，2004）等，这些都将会对物种系统发育关系的研究提供很大的帮助（Nei & Kumar，2000；Nei & Kumar，2002；Eisen & Hanawalt，1999）。系统发育基因组学有实现重建食肉目进化历史的巨大优势和潜力，但是这门崭新的交叉学科还处于萌芽之中，而且在目前看来它仍然存在高强度、费时和费力等局限性。因此，短期内食肉目系统发育研究的趋势主要还是采用尽可能多的基因座位的遗传信息进行整合分析，并与前人的数据信息相互结合和印证。

参考文献：

Arnason U. 1977. The relationship between the four principal pinniped karyotypes [J]. *Hereditas*, **87** (2): 227 – 242.

Arnason U, Widegren B. 1986. Pinniped phylogeny enlightened by molecular hybridizations using highly repetitive DNA [J]. *Mol Biol Evol*, **3** (4): 356 – 365.

Arnason U, Ledje C. 1993. The use of highly repetitive DNA for resolving cetacean and pinniped phylogenies [A]. In: Szalay FS, Novacek MJ, McKenna MC. Mammal Phylogeny. Vol. 2: Placentals [M]. NY: Springer-Verlag.

Arnason U, Bodin K, Gullberg A, Ledje C, Mouchaty S. 1995. A molecular view of pinniped relationships with particular emphasis on the true seals [J]. *J Mol Evol*, **40** (1): 78 – 85.

Bininda-Emonds ORP, Gittleman JL, Purvis A. 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: A complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia) [J]. *Biol Rev*, **74** (2): 143 – 175.

Dragoo JW, Honeycutt RL. 1997. Systematics of mustelid-like carnivores [J]. *J Mammal*, **78** (2): 426 – 443.

Dutrillaux B, Couturier J. 1983. The ancestral karyotype of Carnivora: Comparison with that of Platyrrhine monkeys [J]. *Cytogenet Cell Genet*, **35** (3 – 4): 200 – 208.

Eisen JA, Hanawalt PC. 1999. A phylogenomic study of DNA repair genes, proteins, and processes [J]. *Mut Res*, **435** (3): 171 – 213.

Eisenberg JF. 1989. An introduction to the Carnivora [A]. In: Gittleman JL. Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution [M]. Ithaca, NY: Cornell Univ Press.

Flower WH. 1869. On the value of the characters of the base of the cranium in the classification of the Order Carnivora, and on the systematic position of *Bassaris* and other disputed forms [J]. *Proc Zool Soc London*, **1849** (1): 4 – 37.

Flynn JJ, Galiano H. 1982. Phylogeny of early tertiary Carnivora, with a description of a new species of *Protictis* from the middle Eocene of northwestern Wyoming [J]. *Am Mus Novitates*, **2725** (1): 1 – 64.

Flynn JJ, Neff NN, Tedford RH. 1988. Phylogeny of the carnivora [A]. In Benton MJ. The Phylogeny and Classificatin of the Tetrapods. V. 2 [M]. London: Oxford Univ Press.

Flynn JJ. 1996. Phylogeny and Rates of Evolution: Morphological Taxic and Molecular [A]. In: Gittleman J. Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution. V. 2 [M]. Ithaca, NY: Cornell Univ Press.

Flynn JJ, Nedbal MA. 1998. Phylogeny of the Carnivora (Mammalia): congruence vs incompatibility among multiple data sets [J]. *Mol Phylogenet Evol*, **9** (3): 414 – 426.

Flynn JJ, Nedbal MA, Dragoo JW, Honeycutt RL. 2000. Whence the red panda [J]. *Mol Phylogenet Evol*, **17** (2): 190 – 199.

Flynn JJ, Finarelli JA, Zehr S, HSU J, Nedbal MA. 2005. Molecular phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Assessing the impact of increased sampling on resolving enigmatic relationships [J]. *Syst Biol*, **54** (2): 317 – 337.

Goldman D, Giri PR, O'Brien SJ. 1989. Molecular genetic distance estimates among the Ursidae as indicated by one and two-dimensional protein electrophoresis [J]. *Evolution*, **43** (2): 282 – 295.

Graham WV, Tcheng DK, Shirk AL, Attene-Ramos MS, Welge ME, Gaskins HR. 2004. Phylomat: An automated protein motif analysis tool for phylogenomics [J]. *J Proteome Res*, **3** (6): 1289 – 1291.

Hu JC. 1990. Advance of Biological Research of the Giant Panda [M]. Chengdu: Sichuan Technology Press. [胡锦矗. 1990. 大熊猫生物学研究进展. 成都：四川科学技术出版社.]

Hu JC. 2000. Review on the classfication and population ecology of the giant panda [J]. *Zool Res*, **21** (1): 28 – 34. [胡锦矗. 2000. 大熊猫的系统地位与种群生态学的研究与进展. 动物学研究，**21** (1): 28 – 34.]

Hunt RM. 1974. The auditory bulla in Carnivora: An anatomical basis for reappraisal of carnivore evolution [J]. *J Morphol*, **143** (1): 21 – 76.

Hunt RM. 1987. Evolution of the Aeluroid Carnivora: Significance of auditory structure in the nimravid cat *Dinictis* [J]. *Am Mus Novitates*, **2886** (1): 1 – 74.

Korbel JO, Snel B, Huynen MA, Bork P. 2002. SHOT: A web server for the construction of genome phylogenies [J]. *Trends Genetics*, **18** (3): 158 – 162.

Lan H, Wang. 1998. Phylogenetic relationships among giant panda and related species based on restriction site variations in rDNA Spacers [J]. *Zool Res*, **19** (5): 337 – 343. [兰 宏，王 文. 1998. 大熊猫及其近缘种rDNA序列变异和系统进化关系. 动物学研究，**19** (5): 337 – 343.]

Ledje C, Arnason U. 1996a. Phylogenetic analyses of complete cytochrome b genes of the order Carnivora with particular emphasis on the caniformia [J]. *J Mol Evol*, **42** (2): 135 – 144.

Ledje C, Arnason U. 1996b. Phylogenetic relationships within caniform carnivores based on analyses of the mitochondrial 12*S* rRNA gene [J]. *J Mol Evol*, **42** (6): 641 – 649.

Lento GM, Hickson RE, Chambers GK, Penny D. 1995. Use of spectral analysis to test hypotheses on the origin of pinnipeds [J]. *Mol Biol Evol*, **12** (1): 28 – 52.

Moore WS. 1995. Inferring phylogenies from mtDNA variation: Mitochondrial gene trees versus nuclear gene trees [J]. *Evolution*, **49** (4): 718 – 726.

Nash WG, O'Brien SJ. 1982. Conserved regions of homologous G-banded chromosomes between orders in mammalian evolution: Carnivores and primates [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **79** (21): 6631 – 6635.

Nash WG, O'Brien SJ. 1987. A comparative chromosome banding analysis of the Ursidae and their relationship to other Carnivores [J]. *Cytogenet Cell Genet*, **45** (3 – 4): 206 – 212.

Nash WG, Wienberg J, Ferguson-Smith MA, Menninger JC, O'Brien SJ. 1998. Comparative genomics: Tracking chromosome evolution in the family Ursidae using reciprocal chromosome painting [J]. *Cytogenet Cell Genet*, **83** (3 – 4): 182 – 192.

Nash WG, Menninger JC, Wienberg J, Padilla-Nash HM, O'Brien SJ. 2001. The pattern of phylogenomic evolution of the Canidae [J]. *Cytogenet Cell Genet*, **95** (3 – 4): 210 – 214.

Nei M, Kumar S. 2000. Molecular Evolution and Phylogenetics [M]. Oxford: Oxford University.

Nei M, Kumar S. 2002. Molecular Evolution and Phylogenetics [M]. Lu BZ, Zhong Y, Gao LP, transl. Beijing: Higher Education Press, 300. [Nei M, Kumar S. 2002. 分子进化与系统发育. 吕宝钟，钟　杨，高莉萍，译. 北京：高等教育出版社，300.]

Newnhan R, Davidson M. 1966. Comparative study of the karyotypes of several species in Carnivora including the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*) [J]. *Cytogenetics*, **5** (3): 152 – 163.

Nowark RM, Paradiso JL. 1983. Walker's Mammals of the World. Vol. 2. 4th ed [M]. Baltimore: Johns Hopkins Univ Press.

Nowark RM. 1999. Walkerd's Mammals of the World. Vol. 1. 6th ed [M]. Vol. 1, Baltimore: Johns Hopkins Univ Press.

O'Brien SJ, Nash WG, Wildt DE, Bush ME, Benveniste RE. 1985. A molecular solution to the riddle of the giant panda's phylogeny [J]. *Nature*, **317** (6033): 140 – 144.

Page RDM. 2000. Extracting species trees from complex gene trees: Reconciled trees and vertebrate phylogeny [J]. *Mol Phylogenet Evol*, **14** (1): 89 – 106.

Pecon-Slattery J, O'Brien SJ. 1995. Molecular phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*) [J]. *J Heredity*, **86** (6): 413 – 422.

Platnick NI, Griswold CE, Coddington JA. 1991. On missing entries in cladistic analysis [J]. *Cladistics*, **7** (4): 337 – 343.

Sarich V. 1969a. Pinniped origins and the rate of evolution of carnivore albumins [J]. *Syst Zool*, **18** (3): 286 – 295.

Sarich V. 1969b. Pinniped phylogeny [J]. *Syst Zool*, **18** (4): 416 – 422.

Sarich V. 1973. The giant panda is a bear [J]. *Nature*, **245** (5422): 218 – 220.

Sato JJ, Hosoda T, Wolsan M, Suzuki H. 2004. Molecular phylogeny of Arctoids (Mammalia: Carnivora) with emphasis on phylogenetic and taxonomic positions of the ferret-badgers and skunks [J]. *Zoolo Sci*, **21** (1): 111 – 118.

Simpson GG. 1945. The principles of classification and a classification of mammals [J]. *Bull Am Mus Nat Hist*, **85** (i-xvi): 1 – 350.

Tian Y, Nie W, Wang J, Ferguson-Smith, MA, Yang F. 2004. Chromosome evolution in bears: Reconstructing phylogenetic relationships by cross-species chromosome painting [J]. *Chromosome Res*, **12** (1): 55 – 63.

Turner HN. 1848. Observations relating to some of the foramina at the base of the skull in Mammalia, and on the classification of the order Carnivora [J]. *Proc Zool Soc London*, **1848** (1): 63 – 88.

Vrana PB, Milinkovitch MC, Powell JR, Wheeler WC. 1994. Higher level relationships of the Arctoid Carnivora based on sequence data and "total evidence" [J]. *Mol Phylogenet Evol*, **3** (1): 47 – 58.

Wayne RK, Nash WG, O'Brien SJ. 1987a. Chromosomal evolution of the Canidae. Ⅰ. Species with high diploid numbers [J]. *Cytogenet Cell Genet*, **44** (2 – 3): 123 – 133.

Wayne RK, Nash WG, O'Brien SJ. 1987b. Chromosomal evolution of the Canidae. Ⅱ. Divergence from the primitive carnivore karyotype [J]. *Cytogenet Cell Genet*, **44** (2 – 3): 134 – 141.

Wayne RK, Benveniste RE, Janczewski DN, O'Brien SJ. 1989. Molecular and biochemical evolution of the Carnivora [A]. In Gittleman JL. Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution [M]. Ithaca, NY: Comstock Publishing Associates.

Wozencraft WC. 1989. The phylogeny of the recent Carnivora [A]. In: Gittleman JL. Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution [M]. Ithaca, NY: Cornell Univ. Press.

Wurster DH, Benirschke K. 1968. Comparative cytogenetic studies in the order Carnivora [J]. *Chromosoma*, **24** (3): 336 – 382.

Wurster-Hill DH, Gray CW. 1975. The interrelationships of chromosome banding patterns in procyonids, viverrids, and felids [J]. *Cytogenet Cell Genet*, **15** (5): 306 – 331.

Wurster-Hill DH, Bush M. 1980. The interrelationship of chromosome banding patterns in the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*), hybrid bear (*Ursus middendorfi* × *Thalarctos martitimus*), and other carnivores [J]. *Cytogenet Cell Genet*, **27** (2 – 3): 147 – 154.

Wurster-Hill DH, Centerwall WR. 1982. The interrelationships of chromosome banding patterns in canids, mustelids, hyena, and felids [J]. *Cytogenet Cell Genet*, **34** (1 – 2): 178 – 192.

Wyss AR, Flynn JJ. 1993. A phylogenetic anaysis and definition of the Carnivore [A]. In Szalay FS, Novacek M, McKenna M. Mammal Phylogeny [M]. NY: Springer-Verlag.

Yang F, Graphodatsky AS, O'Brien PC, Colabella A, Solanky N, Squire M, Sargan DR, Ferguson-Smith MA. 2000. Receprocal chromosome painting illuminates the history genome evolution of the domestic cat, dog and human [J]. *Chromosome Res*, **8** (5): 393 – 404.

Yu L, Li QW, Ryder OA, Zhang YP. 2004. Phylogenetic relationships within mammalian order Carnivora indicated by sequences of two nuclear DNA genes [J]. *Mol Phylogenet Evol*, **33** (3): 694 – 705.

Yu L, Zhang YP. 2006. Phylogeny of the Caniform Carnivora: Evidence from multiple genes [J]. *Genetica*, **127**: (in Press).

Zhang YP, Ryder OA. 1993. Mitochondrial DNA sequence evolution in the Arctoidea [J]. *Proc Natl Acad USA*, **90** (20): 9557 – 9561.

Zmasek CM, Eddy SR. 2002. RIO: Analyzing proteomes by automated phylogenomics using resampled inference of orthologs [J]. *BMC Bioinform*, **3** (1): 14.